四季花金花茶花芽分化进程及叶片内源激素变化

江海都[1,2]，孙菲菲[1]，秦惠珍[1]，唐健民[1]，韦 霄[1,2]，柴胜丰[1,2*]

（1. 广西壮族自治区中国科学院广西植物研究所，广西 桂林 541006； 2. 桂林理工大学旅游与风景园林学院，广西 桂林 541006）

摘要：四季花金花茶（*Camellia perpetua*）为山茶属中唯一几乎全年开花的珍稀濒危植物，了解其花芽分化进程及不同花发育时期和年生长周期叶片内源激素变化，可为该物种持续开花机理的阐明提供参考依据。该研究通过石蜡切片，观察四季花金花茶花芽分化进程，采用酶联免疫吸附法测定不同花发育时期叶片及年生长周期内有花芽和无花芽叶片的脱落酸（ABA）、吲哚乙酸（IAA）、赤霉素（GA_3）和玉米素核苷（ZR）含量的变化规律。结果表明：（1）四季花金花茶花芽分化顺序由外向内进行，分为 6 个时期，共历时 35 d，从花芽分化至开花约 2 个月。（2）花芽形态分化期叶片 ABA、GA_3 含量及 GA_3/ABA、（IAA+GA_3）/ZR 比值较高，IAA、ZR 含量及 IAA/ABA、ZR/ABA 比值较低。（3）年生长周期内有花芽叶片 ABA、IAA 及 ZR 含量整体上高于无花芽叶片；IAA/ZR 及（IAA+GA_3）/ZR 比值整体上低于无花芽叶片。四季花金花茶花芽分化至开花时间较短；高水平的 ABA、GA_3 及低水平的 IAA、ZR 有利于花芽分化；较高水平的 ABA、IAA 及 ZR 有利于花芽发育。

关键词：四季花金花茶，花芽分化，持续开花，内源激素，濒危植物

中图分类号： Q945.6 **文献标识码：**A 文章编号：

Flower bud differentiation and leaf endogenous hormone changes of *Camellia perpetua*

JIANG Haidu[1,2], SUN Feifei[1], Qin Huizhen[1], TANG Jianmin[1], WEI Xiao[1,2], CHAI Shengfeng[1,2*]

(1. *Guangxi Institute of Botany, Guangxi Zhuang Autonomous Region and Chinese Academy of Sciences*, Guilin 541006, Guangxi, China; 2. *College of Tourism and Landscape Architecture, Guilin University of Technology*, Guilin 541006, Guangxi, China)

Abstract: *Camellia perpetua* is the only rare and endangered plant in the genus *Camellia* that blooms almost all year round. It provides reference for people to know the flower bud differentiation process and the changes of endogenous hormones in leaves at different flower development period and annual growth cycles, as well as clarify the continuous flowering mechanism of this species. In this study, the process of *C. perpetua* bud differentiation was observed by paraffin sections. The contents of abscisic acid (ABA), indole-3-acetic acid (IAA), gibberellin (GA_3) and zeatin nucleoside (ZR) in leaves at different flower development period and in leaves with flower bud and leaves without flower bud in annual growth cycle were determined by enzyme-linked immunosorbent assay (ELISA). The results were as follows: (1) The flower bud differentiation sequence of *C. perpetua* was from the outside to the inside, and it was divided into 6 period, which lasted 35 days in total, from the bud differentiation to flowering about 2 months. (2) The contents of ABA and GA_3 and the ratios of GA_3/ABA and (IAA + GA_3) /ZR were higher in flower bud

收稿日期：2023-05-14

基金项目：国家自然科学基金（32060248）；广西重点研发计划项目（桂科 AB21196018）；桂林市创新平台和人才计划项目（20210102-3）。

第一作者：江海都（1995-），研究实习员，主要研究方向为植物保育生物学，(E-mail)2889947842@qq.com。

通信作者：柴胜丰，博士，研究员，研究方向为濒危植物保育及可持续利用研究，(E-mail)sfchai@163.com。

morphological differentiation period, while the content of IAA and ZR and the ratios of IAA/ABA and ZR/ABA were lower. (3)The contents of ABA, IAA and ZR in the leaves with flower bud were higher than those in the leaves without flower bud. The IAA/ZR and (IAA + GA_3) /ZR ratios were lower than those of the leaves without flower bud. In conclusion, the flower bud differentiation to flowering time of *C. perpetua* is shorter. High levels of ABA and GA_3 and low levels of IAA and ZR are beneficial to flower bud differentiation. Higher levels of ABA, IAA and ZR are beneficial to flower bud development.

Key words: *Camellia perpetua*, flower bud differentiation, continuous flowering, endogenous hormones, endangered plant

山茶科山茶属金花茶组（Theaceae, *Camellia*, Sect. *Chrysantha* Chang）植物是世界珍稀的观赏植物和培育茶花新品种的珍贵种质资源，是山茶花中唯一具有黄色花的类群，被誉为“茶族皇后”、“植物界的大熊猫”和“幻想中的黄色山茶”，具有极高的观赏价值和科研价值（傅立国，1992）。该类群分布范围狭窄，资源数量有限，且野生资源破坏十分严重，该组所有植物都已列入《国家重点保护野生植物名录》(国家林业和草原局，农业农村部，2021)。四季花金花茶（*Camellia perpetua*）为常绿灌木或小乔木，树型优美，花色金黄，花大叶小，分布于广西崇左局部地区的石灰岩山坡中上部常绿阔叶林中，四季开花且盛花期在夏季（高继银等，2010），是金花茶组植物中极具特色的种类。

植物多季开花的特性是由花芽分化类型决定的，主要表现在一年四季或三季连续开花或者两次开花（王荣和成仿云，2007），这种现象有可能是由内源激素信号与外源环境信号相互协调的结果（Yi et al., 2022），以使植物的生长和繁殖与适当的季节相互适应（Romera-Branchat et al., 2014）。植物内源激素是植物内部重要的调节物质，同时也具有信号传导功能，对植物花形态建成具有调控作用(Buban & Faust, 1982; Yan et al., 2019)，且这种调控作用是由多种激素参与调节而产生的(Zhang et al., 2014；Guo et al., 2022）。研究表明，木芙蓉（*Hibiscus mutabilis*）在花芽分化期叶片中较高含量的脱落酸（ABA）、细胞分裂素（CTK）和赤霉素（GA_3）可促进花芽分化，初花期以后叶片中较高含量的 GA_3、ABA 和乙烯(ETH)可促进其开花，加速花的衰败(朱章顺等，2021)。油茶(*Camellia oleifera*）在花芽分化后期，高含量的赤霉素（GA）在子房和花药形成期起到较大作用，较低含量的吲哚乙酸（IAA）和较高含量的 ABA 可能对雌雄蕊成熟期有促进作用，可能促进油茶花芽成熟和开花（黄润生等，2021）。毛竹（*Moso bamboo*）在成花期和扬花期高水平的 ABA、玉米素核苷（ZR）和 GA_3 及低水平的 IAA 可能促进毛竹花的发育（齐飞艳等，2013）。此外，枣（*Ziziphus jujuba*）花形成过程中高的 ABA/GA_3 值对花芽孕育和花发育均有利，ABA/IAA 比值增大，IAA/GA_3 比值减小，可促进花芽的孕育，有利于花芽形成（牛辉陵等，2015）。因此，研究植物成花过程中内源激素含量及比值的变化规律，对于了解其开花生理基础，揭示植物成花过程中激素调控具有重要意义（Chi et al., 2020）。

目前有关金花茶组植物花芽分化及内源激素动态的相关研究，主要集中在金花茶（*Camellia nitidissima*)(漆小雪等，2013；孙红梅等，2017；喇燕菲等，2021)和东兴金花茶(*Camellia tunghinensis*)（郭辰，2016；唐健民等，2017）上，四季花金花茶作为金花茶组植物中几乎全年开花的特殊类群，花芽分化相比于其他金花茶种类可能更快，持续花芽分化可能与某些内源激素有关，关于其花芽分化与内源激素动态的相关研究还未见报道。为此，本研究以四季花金花茶为试验材料，通过石蜡切片技术观察花芽分化不同阶段形态结构，采用酶联免疫吸附法对四季花金花茶同一时间不同花发育时期叶片及年生长周期有花芽和无花芽叶片内源激素含量进行测定，主要探讨以下问题：（1）四季花金花茶花芽分化进程如何；（2）叶片内源激素含量与花发育之间存在何种关系。本研究结果可为该物种持续开花机理的阐明提供参考依据。同时，该物种可以在同一个时间点取不同花发育阶段的材料，确保环境因子一致，对于花器官发育与叶片内源激素的关系的探讨更具有参考意义。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验地位于中国科学院桂林植物园金花茶种质资源圃（110°18′1″ E、25°4′12″ N ），该区域属于中亚热带季风气候，年平均温度为 19.12 ℃；年平均降水量为 1 890 mm，年日照时数平均为 1 487 h。上层乔木树种主要有马尾松（*Pinus massoniana*）、三角枫（*Acer buergerianum*）和中华杜英（*Elaeocarpus chinensis*）等。试验材料为引种栽培的四季花金花茶成年植株，约 15~20 年生，长势良好。四季花金花茶一年都有花芽分化，其中 3—5 月（花芽分化主要集中在顶芽）和 7—8 月（花芽分化主要集中在侧芽）为 2 个花芽分化较为集中阶段，以 3—5 月分化的花芽数最多，11 月至翌年 2 月可见零星花芽。选择苗圃内生长健壮、树势一致、无病虫害的 10 株四季花金花茶作为观测和采样对象，每株分别选取东、南、西、北 4 个不同方位具有代表性的枝条，对枝条上的顶芽和侧芽进行挂牌标记，观察其发育过程，并应试验要求进行采样。

1.2 试验方法

1.2.1 花芽分化形态结构观察

石蜡切片法观察：从 2021 年 2 月 27 日开始，对 1 年生枝条顶端刚刚开始分化的花芽挂牌标记，每 7 d 采集不同发育阶段的花芽 30 个，2021 年 4 月 3 日花芽分化完成后停止采集。采集的花芽放置于装有 FAA 溶液（70%乙醇 : 福尔马林 : 冰醋酸 ＝9 0 : 5 : 5）的玻璃瓶中固定 24 h 以上，后置于 4 ℃冰箱保存。参照李和平（2009）的常规石蜡切片制作方法，对采集的样品进行乙醇逐级脱水、透明、浸蜡、包埋、切片、展片、粘片及烤片，然后脱蜡、复水、番红-固绿染色、脱水、透明、封片，最后使用光学显微镜观察并拍照记录。

同时对花芽分化至花朵开放的时间，以及枝条上各叶腋的成花规律进行观测。

1.2.2 叶片内源激素的测定

同一时间不同花发育时期叶片采样：春季四季花金花茶花芽陆续开始分化，主要集中在顶芽。于 2021 年 6 月 15 日分别对同一植株枝条顶部着生花芽或花的叶片进行采样，分为 5 个时期：（I）前分化期；（II）花芽形态分化期；（III）花蕾期；（IV）开花期；（V）凋谢期（图 1），每株采集叶片 4~6 片，重复 3 次。采集的叶片放在冰盒里带回实验室，立即用液氮冷冻，存放在-80 ℃超低温冰箱保存，用于测定内源激素含量。



Ⅰ. 前分化期； Ⅱ. 花芽形态分化期； Ⅲ. 花蕾期； Ⅳ. 开花期； Ⅴ. 凋谢期。

Ⅰ. Pre-differentiation period ; Ⅱ. Flower bud morphological differentiation period; Ⅲ. Bud period; Ⅳ. Flowering period; Ⅴ. Fading period.

图 1 四季花金花茶同一时间不同花发育时期

Fig. 1 Different flower development periods of *Camellia perpetua* at the same time

年生长周期有花芽叶片和无花芽叶片的采样：四季花金花茶成年植株每年 10 月抽稍，翌年 3-4 月新生枝条开始着生花芽。试验于 2020 年 4 月至 2021 年 3 月每月月初，对同一植株一年生枝条上着生花芽的叶片（有花芽叶片）和相同位置未着生花芽的叶片（无花芽叶片）分别进行采样，每处理采叶片 4~6 片，重复 3 次。采集的样品放在冰盒带回实验室，立即用液氮冷冻，存放在-80 ℃超低温冰箱保存，用于测定内源激素含量。

叶片内源激素的测定：采用酶联免疫吸附法测定同一时间不同花发育时期及年生长周期有花芽和无花芽叶片内的脱落酸（ABA）、吲哚乙酸（IAA）、赤霉素（GA_3）和玉米素核苷（ZR）含量。试验步骤如下：（1）准确称取存放在-80 ℃超低温冰箱保存的冷冻样品 0.5 g，先加入 2 mL 80%甲醇溶液，在冰浴条件下研磨成匀浆，转入 10 mL 的离心管，再用 1 mL 提取液将研钵冲洗干净，一并转入离心管中摇匀，4 ℃静置提取 4 h，3 500 $r\cdot min^{-1}$ 离心 8 min，取上清液。沉淀中再次加入 1 mL 提取液，摇匀，4 ℃静置提取 1 h，3 500 $r\cdot min^{-1}$ 离心 8 min，合并两次的上清液，并记录总体积。（2）上清过 C-18 固相萃取柱，将过柱后的样品转入 5 mL 离心管，氮气吹干后，用样品稀释液定容至 2 mL。（3）样品测定步骤按照 ELISA 试剂盒说明书操作，用酶标仪（Bio Tek ELX 808）测定标准品和各样品在 450 nm 处的 OD 值，根据标准曲线计算各样品内源激素含量。

1.3 数据统计与分析

应用 Microsoft Excel 2010 及 Origin 2015 软件进行数据处理及作图，采用单因素方差分析比较不同花发育阶段叶片内源激素含量的差异，并进行多重比较（Duncan 法）。

2 结果与分析

2.1 四季花金花茶花芽分化形态解剖特征

采用石蜡切片观察四季花金花茶花芽分化过程，可分为 6 个时期，前分化期、分化初期、萼片分化期、花瓣分化期、雌雄蕊分化期、子房形成期（图 2），共历时 35 d。

前分化期：营养生长锤体积较小，生长点为尖形，此时花芽生长点的顶端分生组织细胞比较小、排列紧密，随着营养生长锤进一步分化，其形态也有所变化，从外观和解剖结构进行观测，此阶段较难区分是叶芽还是花芽。

分化初期：花芽生长点逐渐生长，基部加宽，花芽形态较小，但从外观上可区分花芽。石蜡切片显示，生长锤明显加宽，基部膨大，出现花萼原基，此后花芽横向分裂加快，生长点体积增大。

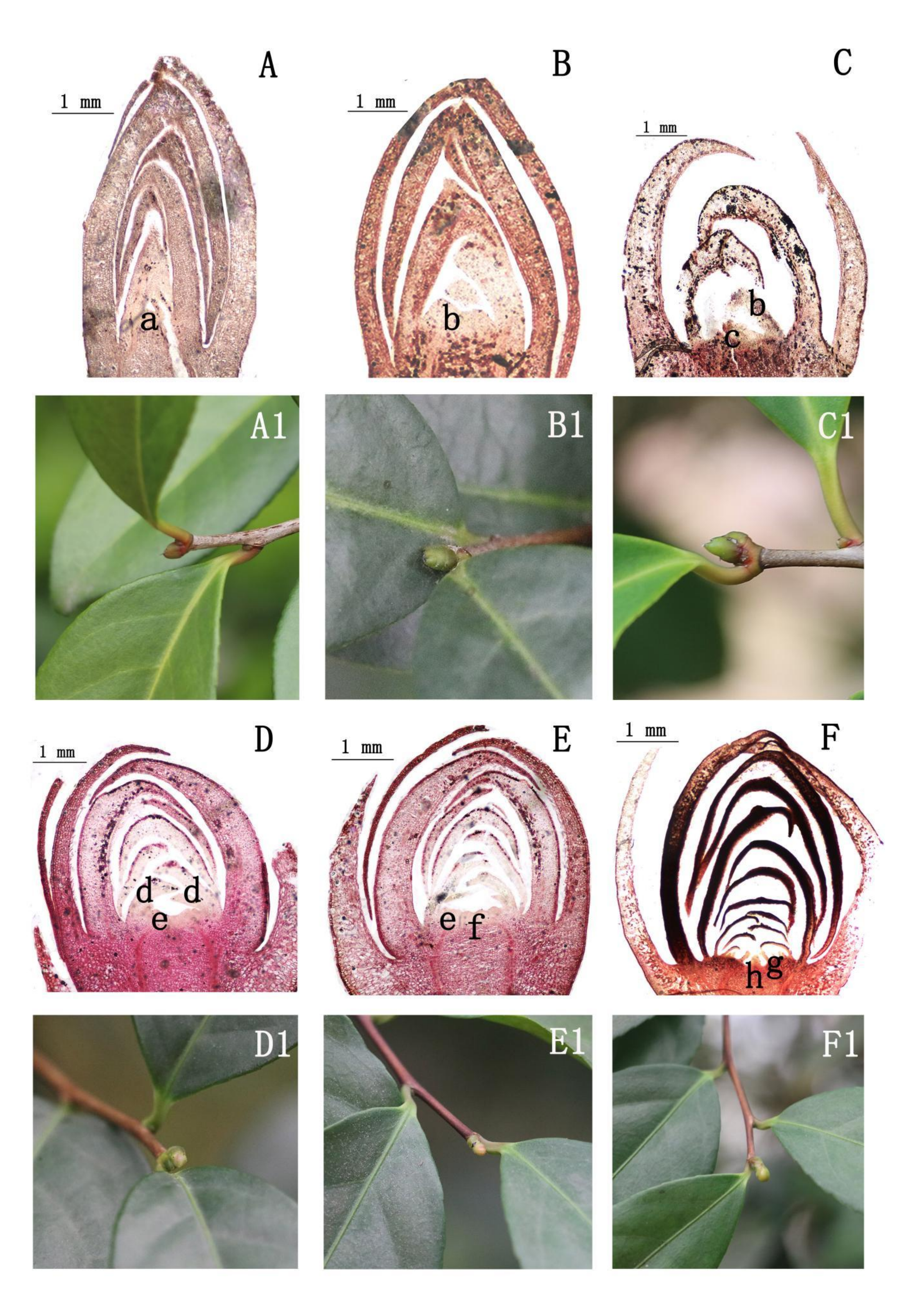
萼片分化期：花芽生长点下方生长锥附近细胞分裂加速，生长点顶端继续生长，在外围开始出现花萼原基小突起，逐渐分化成萼片，并覆盖住生长点，花萼分化结束。

花瓣分化期：花萼原基内侧花瓣原基小突起，花芽开始进入花瓣分化期，生长点顶端继续生长变平，之后花瓣原基以不同的速度向上生长，纵向生长比横向生长快，顶端为半椭圆形状，最后分化成花瓣。

雌、雄蕊分化期：生长点略向下凹且变得更加宽，生长点上出现雌、雄蕊原基小突起，生长点向四周扩散，中部比较大的突起为雌蕊原基，同期的雄蕊原基围绕在雌蕊原基生长，后期雌、雄蕊原基纵向生长加速。雌蕊原基形成后，花芽分化过程完成，进入花器官发育阶段。

子房形成期：雌蕊原基和雄蕊原基继续伸长，雌蕊原基下部逐渐膨大形成子房，上部合拢形成柱头，下部为花柱。进入子房形成期表明花芽分化即将完成，进入花器官发育阶段。

四季花金花茶从花芽开始分化至开花的时间约为 67 d，且各叶腋位置上一年内可多次开花，有利于其形成持续开花的模式。



A, A1. 前分化期；**B, B1.** 分化初期；**C, C1.** 萼片分化期；**D, D1.** 花瓣分化期；**E, E1.** 雌、雄蕊分化期；**F, F1.** 子房

形成期。**a**. 生长点呈尖形；**b**. 花萼原基出现；**c**. 花瓣原基出现；**d**. 花瓣形成展开；**e**. 雄蕊原基出现；**f**. 雌蕊原基出现；**g**. 雄蕊原基分化伸长；**h**. 子房。

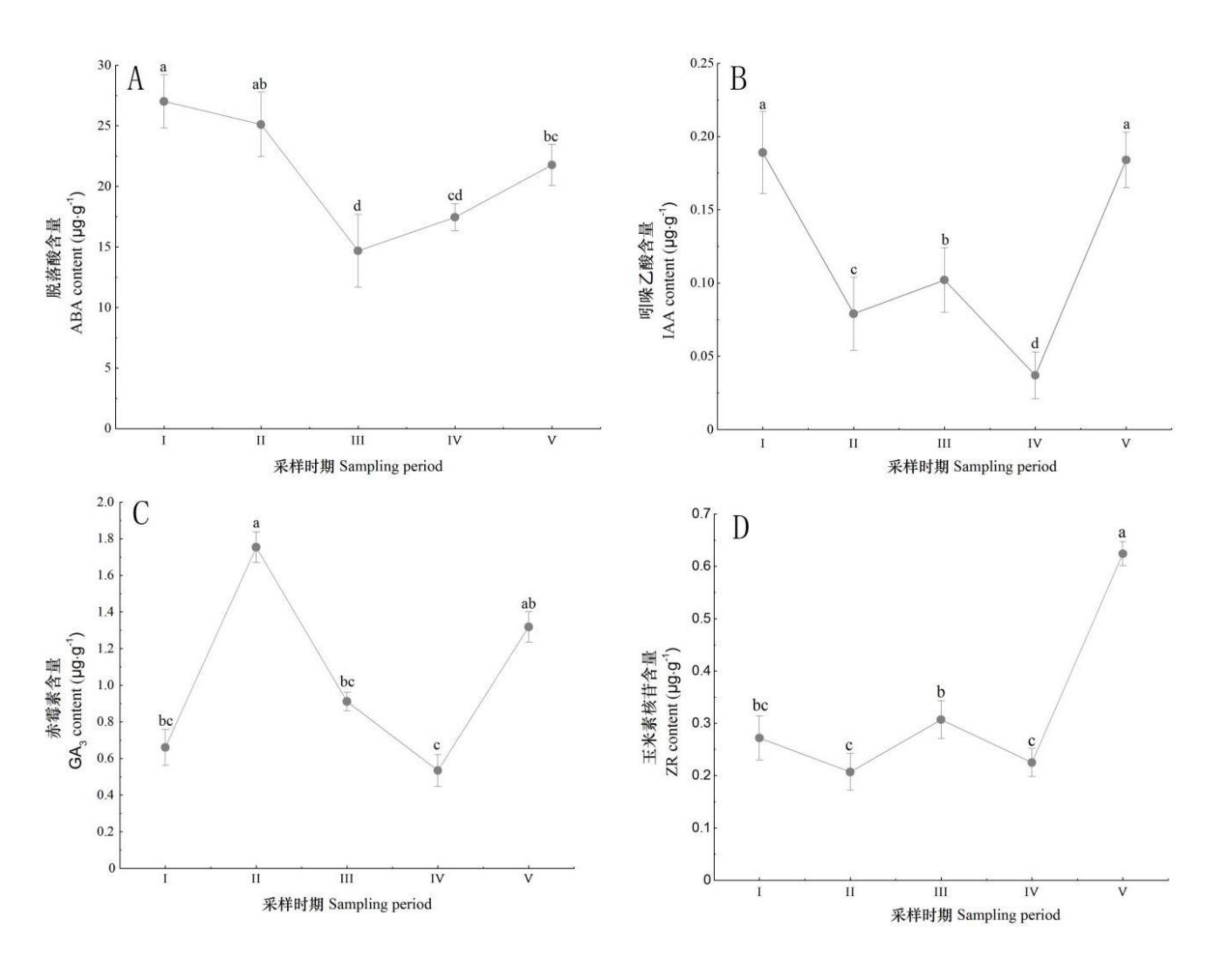
A, A1. Pre-differentiation period; **B, B1.** Early differentiation period; **C, C1.** Sepal differentiation period; **D, D1.** Petal differentiation period; **E, E1.** Female and stamen differentiation period; **F, F1.** Ovary formation period. **a**. The growth point is pointed; **b**. Calyx primordium appears; **c**. Petal primordium appears; **d**. Petal formation unfolds; **e**. The stamen rimordium appears; **f**. The estradium primordium appears; **g**. Stamen primordia differentiation and elongation; **h**. ovary.

图 2 四季花金花茶花芽分化期外观形态及其对应内部解剖结构

Fig.2 Appearance and corresponding internal anatomical structure of flower bud of *Camellia perpetua*

2.3 四季花金花茶同一时间不同花发育时期叶片内源激素含量的变化

ABA 含量总体呈“V”型变化趋势，前分化期含量最高，花蕾期最低，花蕾期显著（P<0.05）低于除开花期之外的其他时期（图 3：A）。IAA 含量总体呈“W”型变化趋势，前分化期含量最高，其次为凋谢期，开花期最低，且显著（P<0.05）低于其他时期（图 3：B）。GA_3 含量总体呈“N”型变化趋势，前分化期和开花期含量较低，花芽形态分化期最高（图 3：C）。ZR 含量前期变化比较平缓，在凋谢期急剧上升（图 3：D）。



Ⅰ. 前分化期； Ⅱ. 花芽形态分化期； Ⅲ. 花蕾期； Ⅳ. 开花期； Ⅴ. 凋谢期。不同小写字母表示显著性差异（P<0.05）。下同。

Ⅰ. Pre-differentiation period; Ⅱ. Flower bud morphological differentiation period; Ⅲ. Bud period; Ⅳ. Flowering period; Ⅴ. Fading period. Different lowercase letters indicate significant differences（P<0.05）. The same below.

图 3 四季花金花茶不同花发育时期内源激素含量的变化

Fig. 3 Changes of endogenous hormones contents in *Camellia perpetua* at different flower development

period

2.4 四季花金花茶同一时间不同花发育时期叶片内源激素比值的变化

IAA/ABA 比值呈“W”型，在花蕾期最高，开花期最低（图 4：A）。ZR/ABA 比值亦呈“W”型，在花芽形态分化期最低，凋谢期最高（图 4：B）。GA_3/ABA 比值呈“N”型，前分化期最低，花芽形态分化期最高（图 4：C）。IAA/ZR 比值呈下降趋势，前分化期最高，开花期最低（图 4：D）。（IAA+GA_3）/ZR 比值呈“先上升后下降”的趋势，在花芽形态分化期最高（图 4：E）。

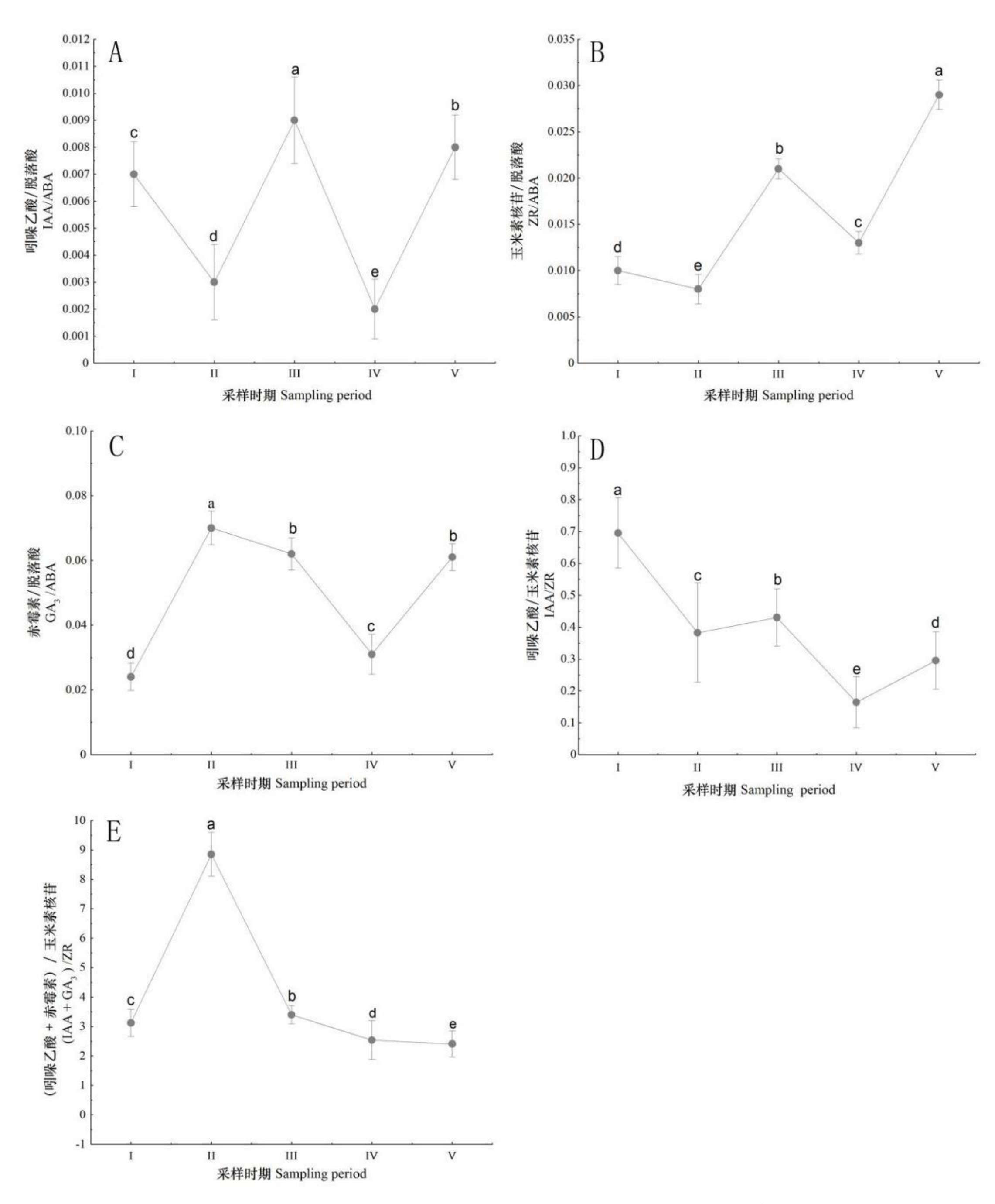


图 4 四季花金花茶不同花发育时期内源激素间的比值变化

Fig. 4 Changes in the ratio of endogenous hormones in different flower development period of *Camellia perpetua*

2.5 四季花金花茶年生长发育过程中叶片内源激素含量及比值的变化

四季花金花茶年生长发育过程中有花芽叶片 ABA、IAA 和 ZR 含量整体上高于无花芽叶片，而 GA_3 含量无明显变化规律（图 5）；有花芽叶片 IAA/ZR 和（IAA+GA_3）/ZR 的比值则低于无花芽叶片（图 6）。

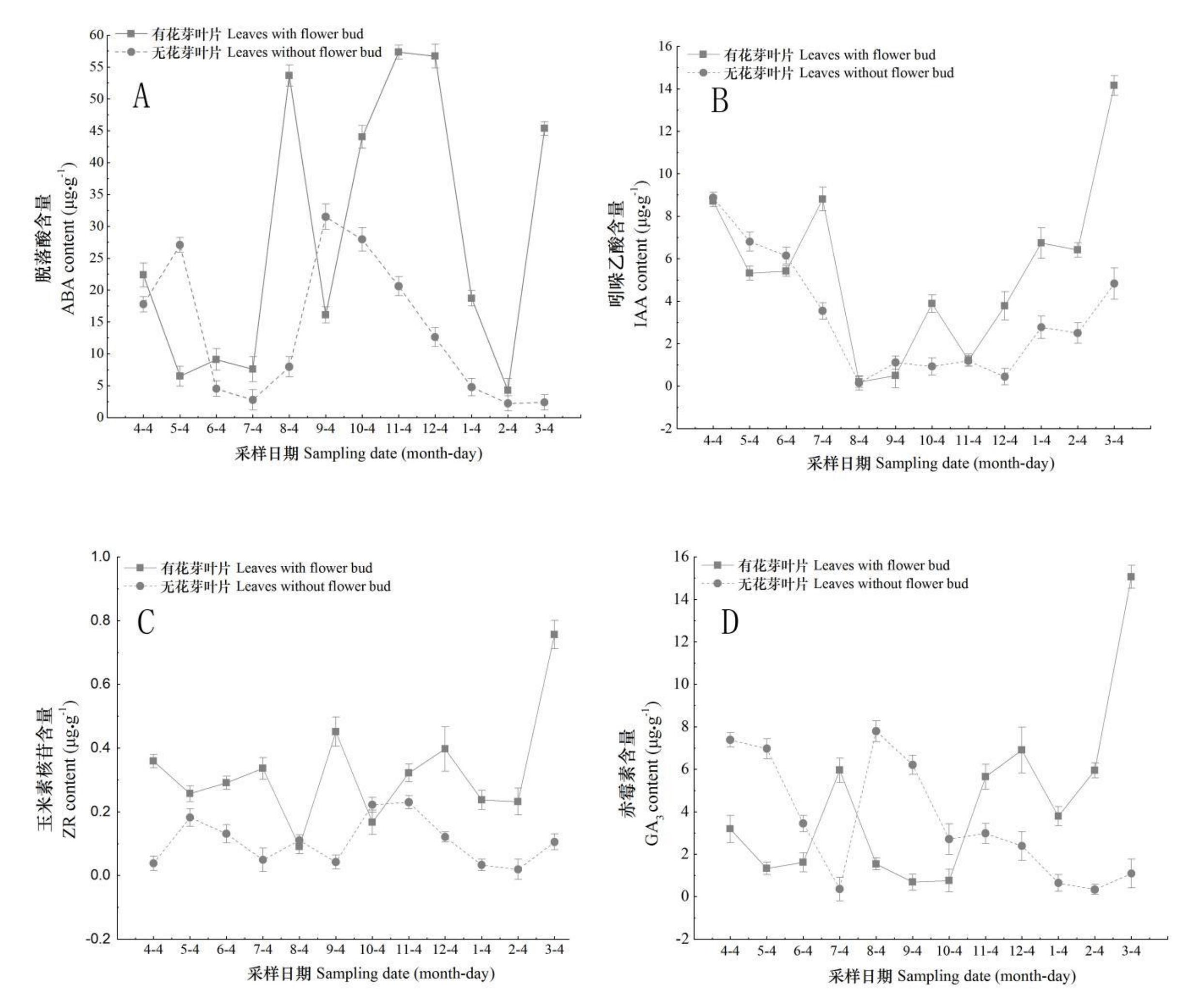


图 5 四季花金花茶年生长发育过程中有花芽叶片和无花芽叶片内源激素含量的变化

Fig.5 Changes of the contents of endogenous hormones in leaves with flower bud and without flower bud during the annual growth and development cycles of *Camellia perpetua*

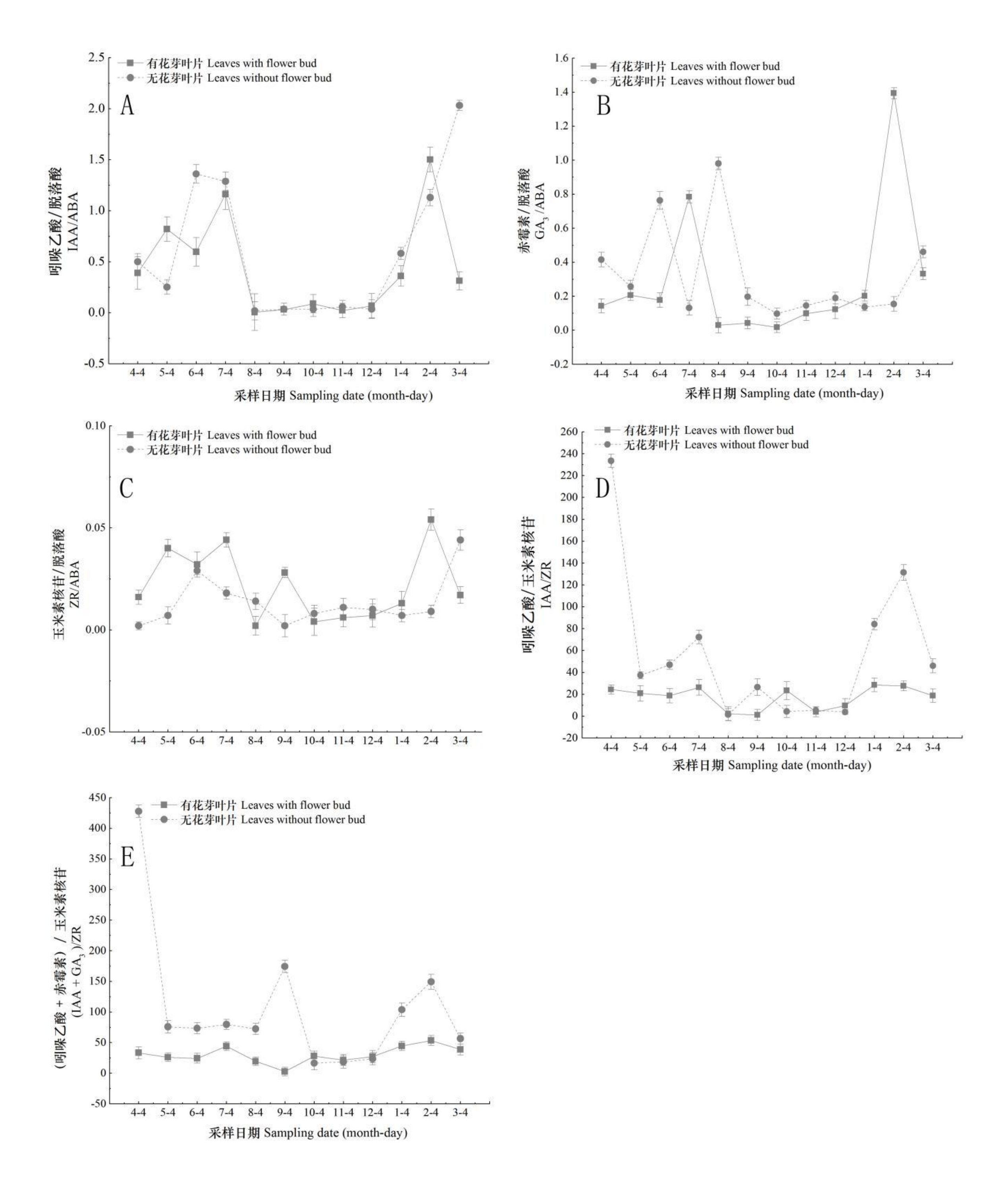


图 6 四季花金花茶年生长发育过程中有花芽和无花芽叶片内源激素间的比值变化

Fig. 6 Changes of the ratio of endogenous hormones in leaves with flower bud and without flower bud during the annual growth and development cycles of *Camellia perpetua*

3 讨论与结论

3.1 四季花金花茶花芽分化进程

花芽分化是植物从营养生长向生殖生长过渡的重要标志，这种转变涵盖了许多复杂的形态和生理变化（朱高浦等，2011；He et al., 2018）。喇燕菲等（2021）报道 3 种金花茶花芽分化过程分为未分化期、分化初期、苞片分化期、花瓣分化期、雄蕊分化期、雌蕊分化期和子房形成期，其中金花茶花芽分化期持续 66 d，淡黄金花茶（*Camellia flavida*）持续 43 d，四季花金花茶持续 30 d。本研究中四季花金花茶的花芽分化时期与 3 种金花茶基本一致，但其花芽分化的时间明显快于金花茶和淡黄金花茶，且从花芽分化到开花的时间也更短（四季花金花茶为 67 d，金花茶为 253 d，淡黄金花茶为 126 d）（柴胜丰等，2009；王翊等，2020）；在一年内其枝条腋位上的花芽开花凋谢后会重新长出花芽，这是其能持续开花的重要原因。本研究中四季花金花茶花芽分化的时间长于喇燕菲等（2021）的报道，这可能与研究地桂林的春季气温低于南宁有关。

3.2 四季花金花茶同一时间不同花发育时期叶片内源激素含量及比值的变化

ABA 对植物的生长发育具有重要的调控作用。木芙蓉花芽分化期叶片较高水平的 ABA 有利于花芽分化，初花期以后叶片中较高水平的 ABA 有利于开花并加速花的凋谢（朱章顺等，2021）。许多研究表明高水平的 ABA 有助于花芽分化（艾星梅等，2018；Wang et al., 2020；范瑾怡等，2022），是促进植物开花的重要激素（Luckwill, 1974）。本研究发现，四季花金花茶前分化期 ABA 含量达最高，花芽形态分化期缓慢下降仍保持较高值，到花蕾期最低，开花期和凋谢期又逐渐升高。说明高水平的 ABA 有利于四季花金花茶花芽分化及开花，这与对木芙蓉的研究结果相一致。

低水平的 IAA 有利于同色兜兰（*Paphiopedilum concolor*）（李秀玲等，2021）、番红花（*Crocus sativus*）（张衡锋等，2018）、马铃薯（*Solanum tuberosum*）（艾星梅等，2018）花芽分化。也有研究表明高水平的 IAA 有利于陆川油茶（*Camellia vietnamensis*）花蕾的形态构建，而低水平促使其花凋谢（韦靖杰等，2021）。另外，‘铁成一号’油茶（*Camellia oleifera,* ‘Tiecheng No.1’）开花过程中，IAA 对开花的调控表现为低水平促进开花，而高水平促进花凋谢（喻雄等，2019）。这些结果表明 IAA 在调节不同物种的成花过程中具有较大差异。本研究发现，前分化期和凋谢期 IAA 含量较高，而其他 3 个时期含量较低，说明低水平的 IAA 有利于四季花金花茶花芽分化和花开放，而较高水平的 IAA 促使花凋谢。

高水平的 GA_3 有利于棉花（*Gossypium hirsutum*）（任桂杰等，2002）、菊花（*Chrysanthemum morifolium*）（潘瑞炽和董愚得，1992）和木芙蓉（朱章顺等，2021）花芽分化。从 GA_3 的生理功能角度上来看，GA_3 可以导致α-淀粉酶的形成，促使淀粉酶水解为还原糖，而还原糖的积累则可以促使花芽的分化（Zhang et al., 1991）。本研究发现，前分化期 GA_3 含量较低，花芽形态分化期急剧上升至最高，至开花期又降至最低，说明高水平的 GA_3 有利于四季花金花茶花芽分化，而低水平的 GA_3 促使花开放。

ZR 对植物细胞的分裂具有促进作用，大多数研究结果表明 ZR 是植物花芽分化的促进因子。如高水平的 ZR 有利于苹果（曹尚银等，2000）、罗汉果（*Siraitia grosvenorii*）（覃喜军等，2010）、油橄榄（*Olea europaea*）（朱振家等，2015）花芽分化。本研究发现，ZR 含量在前分化期至开花期较低且变化比较平缓，在凋谢期急剧上升，说明低水平的 ZR 有利于四季花金花茶花芽分化和花开放，而高水平的 ZR 促使花凋谢。该研究结果与前人研究结果并不一致，这一方面可能与研究植物种类有关，另一方面可能与本研究是同一时间采样有关，其调控机制还需要进一步深入研究。

植物花形成是各种激素相互作用的结果。如较低的 IAA/ABA、ZR/ABA 比值有利于忽地笑（*Lycoris aurea*）和中国石蒜（*Lycoris chinensis*）花芽分化（范瑾怡等，2022）；较低的 ZR/IAA 比值有利于蓝莓花芽分化（宋杨等，2014）；较低的 GA_3/ABA 比值有利于枣花（牛辉陵等，2015）、苹果（曹尚银等，2000）花芽分化。本研究发现，四季花金花茶花芽形态分化期 IAA/ABA、ZR/ABA

比值较低，GA_3/ABA、（IAA+GA_3）/ZR 比值较高，说明较低的 IAA/ABA、ZR/ABA 比值和较高的 GA_3/ABA、（IAA+GA_3）/ZR 比值可促进其花芽分化。

3.3 四季花金花茶年生长发育过程中叶片内源激素含量及比值的变化

金花茶盛花期花多植株叶内源 IAA、ZR 和 GA_3 含量高于花少植株或无花植株；花期内，有花植株果枝叶 IAA/ZR、IAA/ABA、ZR/ABA 及 GA_3/ABA 比值均高于无花植株，而（IAA+GA_3）/ZR 比值低于无花植株（孙红梅等，2017）。什锦丁香（*Syringa chinensis*）花芽分化过程中成花枝条叶片 ABA、ZR 含量以及 ZR/IAA 比值均明显高于未成花枝条叶片（那光宇等，2012）。马铃薯成花植株的 ZR 和 ABA 含量及 ZR/IAA 和 ZR/GA_3 的比值始终高于未成花植株，说明高水平的 ZR 和 ABA 易促进花原基的形成（艾星梅等，2018）。本研究显示，四季花金花茶年生长发育过程中有花芽叶片 ABA、IAA 及 ZR 含量整体上高于无花芽叶片；IAA/ZR 及（IAA+GA_3）/ZR 的比值整体上低于无花芽叶片。说明较高水平的 ABA、IAA、ZR 及较低的 IAA/ZR、（IAA+GA_3）/ZR 的比值有利于四季花金花茶花芽发育。本研究结果与前人研究结果有相似之处，但也存在一些差异，这可能与研究物种生物学特性有关，四季花金花茶一年内都有花芽分化和持续开花，其枝条各腋位一年内可多次形成花芽和开花，其激素调控机制还需要进一步深入研究。

综上所述，四季花金花茶持续开花受多种激素的调控，要深入了解这些激素在四季花金花茶花发育过程中的作用，还应研究激素代谢，借助基因水平和蛋白水平的研究，并开展外源激素调控的田间实验，揭示四季花金花茶持续开花的机理和规律。

参考文献

AI XM, HE RY, HU YF, 2018. Flower bud differentiation and their relationships with content changes of endogenous hormones in *potatoes*[J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 38(1): 87-94. [艾星梅，何睿宇，胡燕芳，2018. 马铃薯花芽分化与内源激素动态变化的关系[J]. 西北植物学报，38(1)：87-94.]

BUBAN T, FAUST M, 1982. Flower bud induction in *apple* trees: internal control and differentiation[J]. Hortic Rev, 4(2): 174-203.

CAO SY, ZHANG JC, WEI LH, 2000. Studies on the changes of endogenous hormones in the differentiation period of flower bud in *Apple* tress[J]. J Fruit Sci, 17(4): 244-248.[曹尚银，张俊昌，魏立华，2000. 苹果花芽孕育过程中内源激素的变化[J]. 果树科学，17(4)：244-248.]

CHAI SF, WEI X, JIANG YS, et al., 2009. The flowering phenology and characteristics of reproductive modules of endangered plant *Camellia nitidissima*[J]. J Trop Subtrop Bot, 17(1): 5-11. [柴胜丰，韦 霄，蒋运生，等，2009. 濒危植物金花茶开花物候和生殖构件特征[J]. 热带亚热带植物学报，17(1)：5-11.]

CHI ZH, WANG YQ, DENG QX, et al., 2020. Endogenous phytohormones and the expression of flowering genes synergistically induce lowering in *Loquat*[J]. J Integr Agric, 9(9): 2247-2256.

FU LG,1992. The red book of chinese plants 1 rare and endangered plants (Vol. 1) [M]. Beijing: Science Press. [傅立国，1992. 中国植物红皮书一稀有濒危植物（第一册）[M]. 北京：科学出版社.]

FAN JY, ZHANG YT, WU WJ, et al., 2022. Changes of endogenous hormones in 2 kinds of *Lycoris* plants at different growth stages[J]. Molecular Plant Breeding, 20(19): 6550-6558. [范瑾怡，张莹婷，吴文菁，等，2022. 2 种石蒜属植物不同生育期内源激素含量变化[J]. 分子植物育种，20(19)：6550-6558.]

GAO JY, LIU XK, HUANG LD, et al., 2010. Another major discovery of flowering camellia — Golden tea family in the leader‘*Camellia perpetua*’[J]. Chin Flower Bonsai, (1): 2-4. [高继银，刘信凯，黄连冬，等，2010. 四季开花的茶花又一重大发现——金花茶家族中的佼佼者‘崇左金花茶’[J]. 中国花卉盆景，(1)：2-4.]

GUO C, YANG X, YANG GQ, et al., 2016. Dynamic changes of endogenous hormones in blossomand

fruit period of *Camellia tunghinesis* Chang[J]. Guangxi Sci, 23(3): 278-285. [郭 辰，杨 雪，杨光泉，等，2016. 东兴金花茶花果期内源激素动态变化[J]. 广西科学，23(3)：278-285.]

GUO YY, AN LZ, YU HY, et al., 2022. Endogenous hormones and biochemical changes during flower development and florescence in the buds and leaves of *Lycium ruthenicum* Murr[J]. Forests, 13(5): 763.

HE WG, CHEN YC, GAO M, et al., 2018. Transcriptome analysis of *Litsea* cubeba floral buds reveals the role of hormones and transcription factors in the differentiation process[J]. G3-genes genomes genetics, 8(4): 1103-1114.

HUANG RS, ZHANG H, LIAO BY, et al., 2021. Difference analysis of endogenous hormones and metabolomics in the late stage of flower buds differentiation of *Camellia oleifera*[J]. Non-wood For Res, 39(3): 99-113+155. [黄润生，张 晖，廖柏勇，等，2021. 油茶花芽分化后期内源激素与代谢组学差异分析[J]. 经济林研究，39(3)：99-113.]

LUCKWILL LC, 1974. A new look at the process of fruit bud formation in apple[J]. Proc Xix Int Hortic Congr, 3: 327.

LI HP, 2009. Plant microscopy [M]. Beijing: Science Press. [李和平，2009. 植物显微技术[M]. 北京：科学出版社.]

LA YF, XIAO LM, HUANG H, et al., 2021. Process of flowering bud differentiation and comparison of morphological characteristics of three species in yellow *Camellia*[J]. Southwest China J Agric Sci, 34(5): 977-983. [喇燕菲，肖丽梅，黄 涵，等，2021. 3 种金花茶花芽分化进程及形态学特征比较[J]. 西南农业学报，34(5)：977-983.]

LI XL, FAN JZ, HE JZ, et al., 2021. Relationship between endogenous hormone changes and flowering in the leaves of *Paphiopedilum concolor*[J]. Chin J Tropical Crops, 42(9): 2638-2644. [李秀玲，范继征，何荆洲，等，2021. 同色兜兰叶片内源激素变化与开花关系研究[J]. 热带作物学报，42(9)：2638-2644.]

NA GY, ZHANG SY, GUO N, et al., 2012. A study on the changes of plant hormones during flower bud differentiation stage in *Syringa chinensis*[J]. J Inn Mong Agric Univ (Nat Sci Ed) , 33(Z1): 58-61. [那光宇，张姝媛，郭 娜，等，2012. 什锦丁香花芽分化过程中植物内源激素的变化[J]. 内蒙古农业大学学报(自然科学版)，33(Z1)：58-61.]

NIU LH, ZHANG HW, BIAN Y, et al., 2015. Flower formation and endogenous hormones dynamic in chinese *Jujube*[J]. Acta Hortic Sin, 42(4): 655-664. [牛辉陵，张洪武，边 媛，等，2015. 枣花分化发育过程及其内源激素动态研究[J]. 园艺学报，42(4)：655-664.]

National Forestry and Grassl and Administration, Ministry of Agriculture and Rural Affairs (No. 15 of 2021), 2021. List of Wild Plants under Key State Protection. [国家林业和草原局，农业农村部（2021 年第 15 号），2021. 国家重点保护野生植物名录.]

PAN RC, WANG XQ, LI NH, 1992. Plant physiology[M]. Beijing: Higher Education Press. [潘瑞炽，王小青，李娘辉，1992. 植物生理学[M]. 北京：高等教育出版社.]

PAN RC, DONG YD, 1992. Plant Physiology [M]. Beijing: Higher Education Press. [潘瑞炽，董愚得，1992. 植物生理学[M]. 北京：高等教育出版社.]

QIN XJ, HAUNG XY, JIANG SY, et al., 2010. Changes in endogenous hormones during floral bud differentiation of *Siraitia grosvenorii* (Swingle) C. Jeffrey[J]. Plant Physiol Commun, 49(9): 936-942. [覃喜军，黄夕洋，蒋水元，等，2010. 罗汉果花芽分化过程中内源激素的变化[J]. 植物生理学通讯，46(9)：936-942.]

QI XX, WEI X , WANG XJ, et al., 2013. Changes in endogenous hormone content during the *Camellia* stage [J]. Agric Sci Jiangsu Province, 41 (3): 141-144. [漆小雪，韦 霄，王熊军，等，2013. 金花茶

花期内源激素含量的变化[J]．江苏农业科学，41(3)：141-144.]

QI FY, PENG ZH, HU T, et al., 2013. Changes of endogenous hormones in different organs during the flowering phase of *Moso bamboo*[J]. For Res, 26(3): 332-336. [齐飞艳，彭镇华，胡 陶，等，2013. 毛竹花期不同器官内源激素含量的变化[J]．林业科学研究，26(3)：332-336.]

REN GJ, DONG HZ, CHEN YZ, et al., 2001. Studies on endogenous hormone changes in the stem terminal of *Gossypium hirsutum* during flower bud differentiation[J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 22(2): 321-326. [任桂杰，董合忠，陈永喆，等，2002. 棉花花芽分化时期茎尖内源激素的变化[J]. 西北植物学报，22(2)：321-326.]

ROMERA-BRANCHAT M, ANDRES F, COUPLAND G, 2014. Flowering responses to seasonal cues: what’s new? [J]. Curr Opin Plant Biol, 21: 120-127.

SONG Y, DOU LD, ZHANG HJ, 2014. Changes in endogenous hormones during flower bud formation in different *blueberry* varieties[J]. Fruit Trees Southern China, 43(5): 106-108. [宋 杨，窦连登，张红军，2014. 蓝莓不同品种花芽形成过程中内源激素的变化[J]．中国南方果树，43(5)：106-108.]

SUN HM, LIAO HB, LIU PP, et al., 2017. Dynamic changes of endogenous hormones in fruit branch leaves of *Camellia nitidissima* with different flower numbers during blossom and fruit periods[J]. Guihaia, 37(12): 1537-1544. [孙红梅，廖浩斌，刘盼盼，等，2017. 不同成花量金花茶花果期果枝叶内源激素的变化[J]．广西植物，37(12)：1537-1544.]

TANG JM, ZOU R, CHAI SF, et al., 2017. Preliminary study on flower bud differentiation and development of *Camellia tunghinensis*[J]. J Green Sci Technol, 11, 15-16+19. [唐健民，邹蓉，柴胜丰，等，2016. 东兴金花茶花芽分化和发育的初步研究[J]．绿色科技，11：15-16+19.]

WANG R, CHENG FY, 2007. Studies on multiseason flowering plants and their breeding profiles [J]. Northern gardening, (9)：138-141. [王 荣，成仿云，2007. 多季开花植物的研究及其育种概况[J]. 北方园艺，(9)：138-141.]

WANG JX, LUO T, ZHANG H et al., 2020. Variation of endogenous hormones during flower and leaf buds development in *'Tianhong 2' Apple*[J]. Hortic Sci, 55(11): 1794-1798.

WANG Y, LA YF, DAI YQ, et al., 2020. Observation and comparison on flowering phenology and floral morphological characteristics of nine species of yellow *Camellia* plants in Nanning City[J]. J plant res env, 29(3): 43-49. [王 翊，喇燕菲，戴宇琴，等，2020. 9种金花茶类植物在南宁的开花物候期及花部形态特征的观察和比较[J]．植物资源与环境学报，29(3)：43-49.]

WEI JJ, PAN XF, QIN Z, et al., 2021. Change rules of endogenous hormones in main organs of *Camellia vietnamensis* from budding stage to flowering stage[J]. Non-wood For Res, 39(2): 123-131. [韦靖杰，潘晓芳，覃 镇，等，2021. 陆川油茶现蕾期至谢花期主要器官中内源激素的变化规律[J]．经济林研究，39(2)：123-131.]

YU X, DENG QE, LI JA, 2019. Relationship between endogenous hormones contents and flowering process in *Camellia oleifera* ‘Tiecheng No.1’[J]. Non-wood For Res，37(4): 149-154.[喻 雄，邓全恩，李建安，2019. 内源激素含量与‘铁城一号’油茶开花过程的关系[J]. 经济林研究，37(4)：149-154.]

YAN BB, HOU JL, CUI J, et al., 2019. The effects of endogenous hormones on the flowering and fruiting of *Glycyrrhiza uralensis*[J]. Plants, 8(11): 519.

YI X, GAO H, YANY Y, et al, 2022. Differentially expressed genes related to flowering transition between once- and continuous-flowering *Roses*[J]. Biomolecules, 12: 58.

ZHANG JH, GAO Q, 1991. On the characteristics of physiological metabolism during floral bud differentiation and development of *Cotton*[J]. J Shanghai Agri College, 9(1): 1-6.

ZHU GP, LI JY, LI XL, et al., 2011. Morphology and physiological characteristics of flower development in *Camellia changii* Ye, an endangered and rare plant[J]. Guihaia, 31(4): 507-512. [朱高浦，李纪元，李辛雷，等，2011．珍稀濒危植物张氏红山茶花的花发育形态及生理特性研究[J]．广西植物，31(4)：507-512.]

ZHANG D, REN L, YUE J H, et al, 2014. GA_4 and IAA were involved in the morphogenesis and development of flowers in *Agapanthus praecox* ssp orientalis[J]. J Plant Physiol, 71(11): 966-976.

ZHU ZJ, JIANG CY, SHI YH, et al., 2015. Variations of endogenous hormones in lateral buds of olive trees (*Olea europaea*) during floral induction and flower-bud differentiation[J]. Sci Sil Sin, 51(11): 32-39. [朱振家，姜成英，史艳虎，等，2015．油橄榄成花诱导与花芽分化期间侧芽内源激素含量变化[J]．林业科学，51(11)：32-39.]

ZHANG HF, WEI QC, TANG GG, 2018. Changes in the endogenous hormones and carbohydrate contents in *Crocus sativus* L. during floral bud differentiation[J]. J Yunnan Agric Univ (Nat Sci Ed), 33(4): 684-689. [张衡锋，韦庆翠，汤庚国，2018．番红花花芽分化过程中内源激素和糖含量的变化[J].云南农业大学学报，33(4)：684-689.]

ZHUN ZS, WANG QF, LI Q, et al., 2021. Changes of endogenous hormone content in main organs of *Hibiscus mutabilis* Linn during the flowering period[J]. J W Chin For Sci, 50(6): 16-23. [朱章顺, 王强锋，李 芹，等，2021．木芙蓉花期不同阶段主要器官内源激素含量的变化[J]．西部林业科学，50(6)：16-23.]